台灣農業研究 (J. Taiwan Agric. Res.) 74(2):129–140 (2025)
https://doi.org/10.6156/JTAR.202506_74(2).0003

二氧化碳補充對蝴蝶蘭光合作用及生長開花之影響

蔡明軒[1,*] 陳葦玲[2]

摘要

蔡明軒、陳葦玲。2025。二氧化碳補充對蝴蝶蘭光合作用及生長開花之影響。台灣農業研究 74(2):129–140。

蝴蝶蘭 (*Phalaenopsis*) 生產過程設備及能源投入密集，為提升生產及能源利用效率，補充二氧化碳 (CO_2) 為值得評估投入的議題，本文彙整添加 CO_2 應用在蝴蝶蘭栽培中的相關研究。在營養生長時期補充 CO_2 濃度至 700–800 µL L^{-1}，能促進蝴蝶蘭生長速率或生物量，惟氮肥供應不足則影響補充的效益。催花後的生殖生長期補充 CO_2 至 1,000 µL L^{-1} 能縮短抽梗所需日數，或促進花梗數量、花苞數、花梗重量及瓶插壽命等，但部分研究中補充濃度達 1,600 µL L^{-1} 會造成地上部鮮重與乾重減少或花苞掉落。

關鍵詞：二氧化碳增濃、景天酸代謝、生育期、設施。

前言

2023 年臺灣蘭花種植面積 975 ha，以蝴蝶蘭 (*Phalaenopsis*)、文心蘭 (*Oncidium*) 切花及蕙蘭 (*Cymbidium*) 為大宗，年產值達新臺幣 72.1 億元，外銷金額為 61.6 億元，外銷占比超過 85.0%，是我國重要的外銷花卉產業，前三大外銷國際市場依序為美國 (33.8%)、日本 (29.0%) 及越南 (9.0%) (農業 E 報，https://epost.moa.gov.tw/theme_data.php?theme=e-post&sub_theme=photo&id=980)。其中，蝴蝶蘭外銷占比 8 成以上為最大花卉品項，從品種選育、組織培養、小中大苗、催花到盆花及切花生產產業鏈相對完整。然而，蝴蝶蘭生產過程需要投入大量資本控制環境條件，以達到定期定量供應生產，並在此基礎上增加特定設備提升產能，以進一步降低既有設施設備的單位成本，提升整體經濟效益。透過補充二氧化碳 (CO_2) 提升蝴蝶蘭生產效率為可行策略，藉由促進作物光合作用速率，可提高生長速率或開花品質。

以往添加 CO_2 或增濃 (enrichment) 相關研究多著重在 C_3 與 C_4 植物，對於蝴蝶蘭等景天酸代謝 (crassulacean acid metabolism; CAM) 植物的研究則較為缺乏。由於夜間為 CAM 植物吸收 CO_2 主要階段，而當夜間無需通風，或蝴蝶蘭催花至開花期間使用空調降溫時，CO_2 在密閉性高的溫室中可能因光合作用被吸收而短缺。以 CO_2 感測器 (CO_2-9914SD, Lutron Electronic Enterprise Co., Ltd., Taipei, Taiwan) 實際測量結果，顯示催花溫室內夜間 CO_2 濃度與日間之差距可達 200 µL L^{-1} (圖 1)。有鑑於國內業者已開始嘗試加入 CO_2 為環控因子，本文特彙整相關研究結果，以作為後續研發與產業利用之參考。

CO_2 與植物光合作用之關係

大氣中的 CO_2 為植物行光合作用所需的主要碳源，當 CO_2 進入葉肉細胞後，核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶 (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase; Rubisco) 催化 CO_2 與核酮糖-1,5-二磷酸 (ribulose-1,5-bisphosphate; RuBP) 結合，稱為羧化反應 (carboxylation)，

投稿日期：2024 年 12 月 5 日；接受日期：2025 年 2 月 11 日。
* 通訊作者：krill1318@gmail.com
1 農業部農業試驗所花卉試驗分所產業應用系助理研究員。臺灣 雲林縣。
2 農業部農業試驗所花卉試驗分所產業應用系副研究員兼系主任。臺灣 雲林縣。

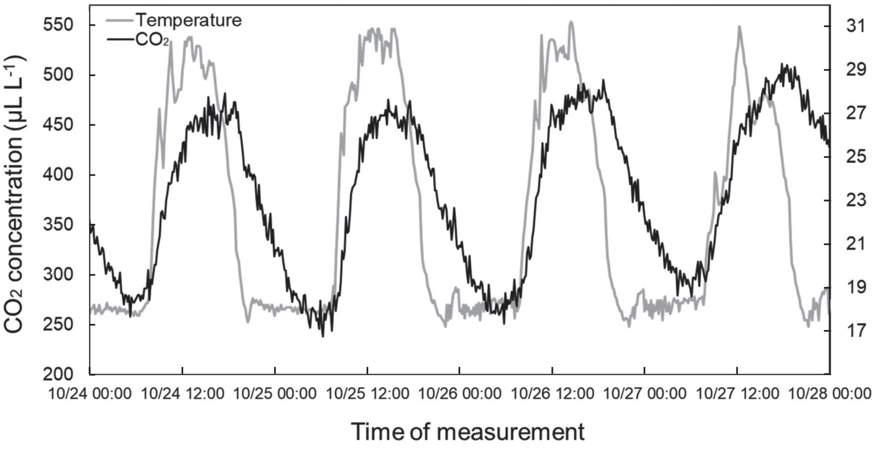

圖 1. 2024 年 10 月 24–28 日期間位於嘉義縣大林鎮之蝴蝶蘭催花溫室內 CO_2 濃度日變化。

Fig. 1. Diurnal variation of carbon dioxide (CO_2) concentration in a *Phalaenopsis* flower-forcing greenhouse located in Dalin Township, Chiayi County from October 24 to 28, 2024.

然後進入卡爾文循環 (Calvin cycle) 轉化為碳水化合物。CAM 植物主要透過磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 (phosphoenolpyruvate carboxylase; PEPC) 促使 CO_2 轉換為蘋果酸 (malic acid) 貯存於液胞，日間 CO_2 被釋放進入卡爾文循環 (Osmond 1978; Roberts *et al*. 1997) (圖 2)。

當環境中 CO_2 濃度升高時能促進羧化反應速率，Rubisco 亦能催化 RuBP 與氧氣 (O_2) 結合而釋放 CO_2，稱為光呼吸作用 (photorespiration)。此反應會降低光合作用的固碳效率，透過提高環境中 CO_2 濃度，能使之與 O_2 競爭 Rubisco 上之結合位，抑制光呼吸作用，故不論是促進羧化反應或是抑制光呼吸作用，結果都能提升淨光合作用速率 (Bowes 1991; Makino & Mae 1999)。不過長時間提高 CO_2 濃度對光合作用速率可能發生回饋抑制 (feedback inhibition)，或因馴化 (acclimation) 而下調 (Sage 1994; Moore *et al*. 2002; Wolfe *et al*. 2002; Bunce & Sicher 2003; Qian *et al*. 2012)，因此補充 CO_2 時須考量物種種類、作物發育階段及環境光度與溫度等條件。

蝴蝶蘭光合作用之特性

蝴蝶蘭瓶苗時為 C_3-CAM 植物，出瓶後小、中及大苗則為典型的絕對型 CAM 植物 (Hung 2012)。CAM 植物的光合作用依其特性，通常可在一個日夜週期中分為 4 個階段 (phase) (圖 3A)。以蝴蝶蘭為例：phase-I 發生於暗期，隨光期開始而結束，為一天中從大氣吸收 CO_2 的主要階段 (圖 3B)，此時氣孔開張，CO_2 經 PEPC 固定形成草醯乙酸 (oxaloacetic acid; OAA) 後還原為蘋果酸貯存於液胞。Phase-II 至 phase-IV 發生於光期，在 phase-II 時氣孔仍開張，PEPC 與 Rubisco 同時固定與同化 CO_2。在 phase-III 時，液胞內的蘋果酸去羧化釋出 CO_2，細胞間隙 CO_2 濃度上升，此時氣孔關閉，CO_2 與 RuBP 結合 (羧化反應) 進入卡爾文循環，此時 Rubisco 為主要催化酵素。當液胞內蘋果酸消耗殆盡，細胞間隙 CO_2 濃度降低，氣孔再度打開進入 phase-IV，此時為一天中從大氣吸收 CO_2 的次要階段 (圖 3B)。若要操作補充 CO_2，phase-I 與 phase-IV 為適合的時間點。在 phase-IV 時，PEPC 與 Rubisco 均表現其酵素活性。暗期開始後再次進入 phase-I，此時 Rubisco 停止作用 (Osmond 1978; Roberts *et al*. 1997; Guo & Lee 2006; Males & Griffiths 2017)。也有研究指出，日長大於 12 h 蝴蝶蘭 phase-IV 的固碳模式在後期轉變為 PEPC 固碳為主，此時可觀察到液胞內開始累積蘋果酸 (Hogewoning *et al*. 2021)。

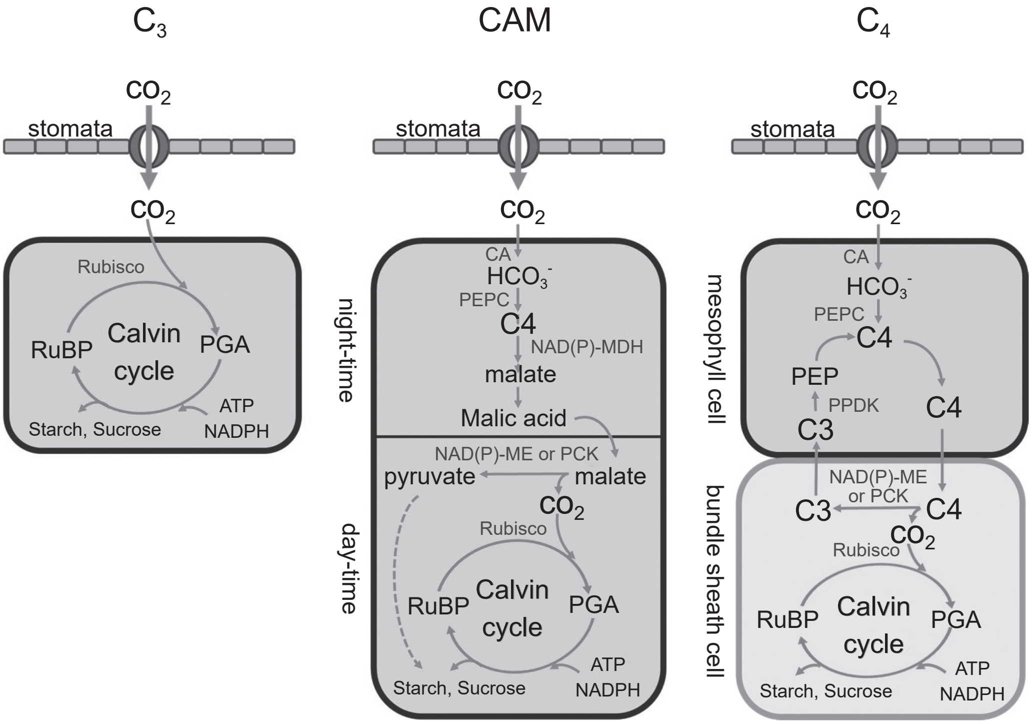

圖 2. C_3、C_4 及 CAM 植物光合作用途徑示意圖 (Adapted from Dehigaspitiya *et al*. 2019)。

Fig. 2. Schematic diagram of photosynthetic pathways in C_3, C_4, and crassulacean acid metabolism (CAM) plants (Adapted from Dehigaspitiya *et al*. 2019)

提高環境 CO_2 濃度對蝴蝶蘭光合成相關生理之影響

上述提到 phase-I 的 CO_2 總固定量，會受磷酸烯醇丙酮酸 (phosphoenolpyruvate; PEP) 的供給量與液胞的蘋果酸貯存能力所限制 (Guo & Lee 2006)。在龍舌蘭與仙人掌等 CAM 植物的研究中，短時間提高環境 CO_2 濃度雖然促進 phase-I 前期淨光合作用速率，但後期呈現補償性地降低，顯示 CO_2 吸收量提早達到飽和，但總量卻沒有改變 (Nobel & Hartsock 1986)。

已有許多研究中表明 (見表 1)，提高 CO_2 濃度能促進蝴蝶蘭淨光合作用速率、促進其 phase-I 或 phase-IV 的 CO_2 總吸收量，不論是馴化時間達 3 mo (Hogewoning *et al*. 2021)、1 wk (Ichihashi *et al*. 2008) 或僅有 2 d (Kawamitsu *et al*. 1995)。蝴蝶蘭夜間 CO_2 吸收量達飽和需要約 13 h (Ichihashi *et al*. 2008)，在足夠的夜長下也能觀察到蝴蝶蘭 phase-I 的 CO_2 飽和吸收量因為提高 CO_2 濃度而增加，顯示蝴蝶蘭 phase-I 的 CO_2 總固定量能因馴化而改變。長時間提高 CO_2 濃度可促進蝴蝶蘭葉片厚度與有機酸濃度，而較厚的葉片可能代表更多液胞貯藏蘋果酸 (Endo & Ikushima 1997; Xu *et al*. 2019)，顯示提高 CO_2 濃度能增進蝴蝶蘭光合作用能力與蘋果酸貯藏能力。

落地生根 (*Kalanchoe pinnata*) 之研究顯示，夜間大氣 CO_2 濃度已接近其光合作用 CO_2 飽和點，日間 CO_2 飽和點則高於大氣濃度 (Winter & Engelbrecht 1994)，而關於蝴蝶蘭光合作用之 CO_2 飽和點未有一致性的結論。根據 Kawamitsu *et al*. (1995) 的研究，當日/夜溫 25/20℃，光照充足下應介於 700–1,400 $\mu L\ L^{-1}$ CO_2 之間；而在 Ichihashi *et al*. (2008) 的研究中，phase-I 之 CO_2 吸收速率在 1,200 $\mu L\ L^{-1}$ CO_2 下仍未達飽和，並且在 CO_2 濃度 1,500 $\mu L\ L^{-1}$ 下，phase-I 的 CO_2 飽和吸收量仍高於 1,000 $\mu L\ L^{-1}$ 下約 30%，而 phase-IV 之 CO_2 吸收速率

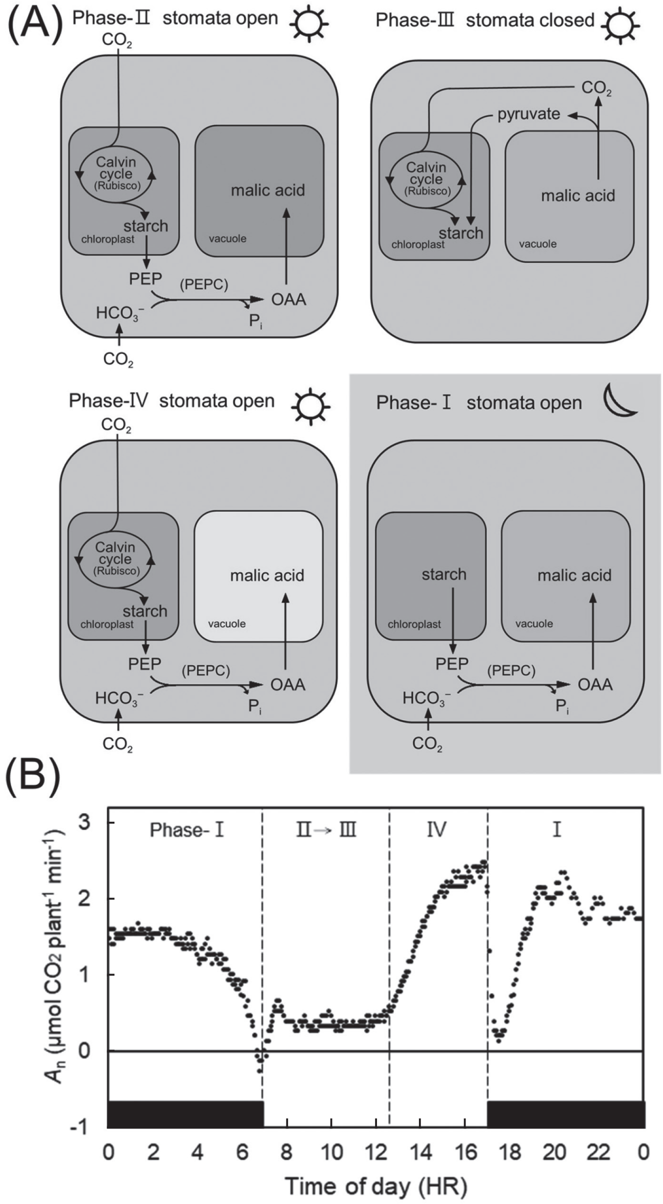

圖 3. (A) 蝴蝶蘭光合作用碳代謝途徑與 (B) 其植株 CO_2 吸收量日變化。

Fig. 3. (A) Carbon metabolism pathway in photosynthesis of *Phalaenopsis* and (B) diurnal variation of plant carbon dioxide (CO_2) uptake.

在25℃、300 μmol m^{-2} s^{-1} photosynthetic photon flux density (PPFD) 下，CO_2濃度達1,800 μL L^{-1} 仍未有飽和的趨勢，整體來說蝴蝶蘭之日間與夜間 CO_2 飽和點均高於 700 μL L^{-1}。關於蝴蝶蘭光合作用之 CO_2 補償點，目前研究中亦沒有明確數值，但從其他 CAM 植物 (如落地生根) 研究顯示，日間光合作用之 CO_2 補償點高於 100 μL L^{-1}，而夜間則低於 30 μL L^{-1} (Winter & Engelbrecht 1994)。

無論 C_3 或 CAM 植物，環境 CO_2 濃度提高能使氣孔導度或氣孔密度下降，而淨光合作用速率仍維持或提高，因此能使光合作用

表 1. 二氧化碳添加濃度對蝴蝶蘭光合作用影響相關試驗結果整理。

Table 1. Summary of experimental results on the effects of elevated carbon dioxide (CO_2) concentrations on the photosynthesis of *Phalaenopsis*.

Test variety (*Phalaenopsis*)	CO_2 elevated concentration ($\mu L\ L^{-1}$)	CO_2 enrichment period	CO_2 enrichment time	Gas exchange measured condition	Result	Reference
P. Casablanca Moo × *P. Buera* Flora	350 (CK), 700, 1,400, 2,800	2 wk in vegetative (V) stage	Whole day	Greenhouse; 25/20℃, 5,000, 15,000, 30,000, 45,000 Lux × 11 h	CO_2 uptake in phase-I saturated between 700–1,400 $\mu L\ L^{-1}$ CO_2 at optimal light intensity (15,000, 30,000 lux), CO_2 enrichment enhanced malic acid content in leaves and phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) enzyme activity during phase-I.	Kawamitsu *et al.* 1995
'70', 'L'	380 (CK), 950	1 wk in V stage	Whole day	Greenhouse; 25/20℃, 180 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ photosynthetic photon flux density (PPFD)	CO_2 uptake in phase-I increased by 82%.	Lootens & Heursel 1998
White Dream 'MM74', 'Miki', 'Cinderella Beauty'	500 (CK), 1,000, 1,500	1 wk in V stage	Not specified	Growth chamber; 20℃, 400 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ PPFD	Promoted CO_2 uptake in phase-I and phase-IV.	Ichihashi *et al.* 2008
	Various concentrations	1 wk in V stage	Not specified	Growth chamber; 25℃	The A_n in phase-I did not saturate at 1,200 $\mu L\ L^{-1}$ CO_2, and the A_n in phase-IV did not saturate under 300 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ PPFD and 1,800 $\mu L\ L^{-1}$ CO_2.	
Queen Bear 'Mentefon'	450 (CK), 800, 1,600	12–36 wk in V stage	Last 6 h of the dark period	Growth chamber; 29℃ , 50% RH, 160 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ PPFD × 12 h	g_s, A_n, and CO_2 uptake in day-time increased with higher [CO_2] across phases, transpiration rate and night-time water use efficiency increased.	Yun *et al.* 2018
Queen Bear 'Mentefon'	400 (CK), 800, 1,200	Reproductive (R) stage, 16 wk after the starting of flower induction	00:00–06:00	Growth chamber; 23/18℃, 50–55% RH, 90 (low light) or 260 (high light) $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ PPFD × 12 h	Under low light, 800 $\mu L\ L^{-1}$ CO_2 or under high light, 1,200 $\mu L\ L^{-1}$ CO_2 promoted A_n of phase-I, the impact on g_s or water use efficiency was not significant.	Cho *et al.* 2019
'Neyshan Guniang'	400 (CK), 800	30 or 120 d in V stage	18:00–06:00	Greenhouse; 28/26℃, 85% RH, 50% shading	The stomatal conductance (g_s) in phase-I decreased by approximately 30%, net photosynthesis rate (A_n) increased by 46–50%, soluble protein content decreased, Rubisco and PEPC enzyme activities enhanced.	Xu *et al.* 2019
'Sacramento'	400 (CK), 800	12–16 wk in V stage, 25–29 wk in R stage	Not specified	Growth chamber; 4 d acclimation for elevated CO_2 or not, 70% RH, 15 h photoperiod, 28.5℃ and daily light integral (DLI) 6.4 $mol\ m^{-2}\ d^{-1}$ in V stage, 19.5℃ and DLI 8.3 $mol\ m^{-2}\ d^{-1}$ in R stage	The g_s decreased by approximately 30%. CO_2 uptake in phase-I increased by 29% and 31% during V and R stages, respectively, while phase-IV increased by 21% and 45%, respectively. Acclimation did not affect the promotion level of CO_2 uptake by CO_2 enrichment.	Hogewoning *et al.* 2021

的水分利用效率增加 (Brodribb *et al*. 2009)。蜻蜓鳳梨屬 (*Aechmea*) CAM 植物長時間暴露在 700 μL L^{-1} CO_2 下，phase-I 之氣孔導度下降達 50%，但 CO_2 吸收量不變 (Ceusters *et al*. 2008)。蝴蝶蘭則無論是長時間 (連續 3 mo 以上) 或短時間暴露於 800 μL L^{-1} CO_2 下，使 phase-I (或單日最高氣孔導度) 降低約 30%，但 phase-I 之淨光合作用速率仍增加約 40% 或增加 30%CO_2 總吸收量 (Xu *et al*. 2019)，而 phase-IV 之總吸收 CO_2 量在營養生長與開花時也分別增加 21% 與 45% (Hogewoning *et al*. 2021)。然環境中 CO_2 濃度過高可能使植物氣孔關閉，在光合作用 CO_2 飽和點以內，也並非施用越高濃度 CO_2 就能達到最佳效益。但是，也有些研究指出在提高 CO_2 濃度環境下，蝴蝶蘭氣孔導度不受影響或甚至提高 (Yun *et al*. 2018; Cho *et al*. 2019)，而無論氣孔導度反應如何，目前報告顯示 CO_2 補充濃度在 1,600 μL L^{-1} 內，均對蝴蝶蘭淨光合作用速率有不同程度的促進作用 (見表 1)。

提高環境 CO_2 濃度下蝴蝶蘭生長與開花之表現

栽培環境長期補充 CO_2 濃度達 700–800 μL L^{-1}，使蝴蝶蘭葉片增厚，葉面積、植株乾鮮重、葉片中澱粉含量、可溶性糖含量、葉綠素濃度及有機酸濃度均增加 (Endo & Ikushima 1997; Kataoka *et al*. 2004; Xu *et al*. 2019)。在龍舌蘭與仙人掌等其他 CAM 植物研究也顯示，在 650 μL L^{-1} CO_2 下能促進其植株整體生長量 (Nobel & Hartsock 1986)。提高 CO_2 濃度使蝴蝶蘭的根冠比增加 (Xu *et al*. 2019)，在部分研究中促進生物量的結果也在根部較顯著 (Kromwijk *et al*. 2014; Kim *et al*. 2017)。

在花朵性狀表現方面，多數研究結果均顯示補充 CO_2 的正面效果 (見表 2)，包含提早開花 (Cho *et al*. 2019)，促進花梗數、花朵數、側枝數量或花梗長度 (Endo & Ikushima 1997; Kromwijk *et al*. 2014; Cho *et al*. 2020)，促進花梗乾重 (Kromwijk *et al*. 2014)、鮮重、可溶性醣類及蘋果酸等有機酸濃度，並使切花瓶插壽命較長 (Endo & Ikushima 1997)。

然不同發育階段補充 CO_2 的影響不同，若要增進蝴蝶蘭花梗與花芽的數量，在催花後之生殖生長時期補充 CO_2 之影響可能較為關鍵。在 Kromwijk *et al*. (2014) 的研究中，催花前全天施予 1,000 μL L^{-1} CO_2 30 wk 後，能促進葉面積與根部生長量，但僅在此營養生長期補充 CO_2，雖然增加生長量，但沒有提升花芽數與花梗數等性狀；而在開始催花 (日/夜溫 19/18℃) 後整日施予 1,000 μL L^{-1} CO_2 30 wk 後，無論催花前有沒有補充 CO_2，花芽數與多梗數植株比例均有增加。

不同研究中顯示 (見表 2)，補充 CO_2 濃度在 1,200 μL L^{-1} 內對蝴蝶蘭開花品質多有效益，催花開始後於夜間施予 800 μL L^{-1} CO_2，使 Queen Bear 'Mentefon' 開花所需時間從 19 wk 減少至 16 wk，並促進其花梗長度，使花苞數量增加 20% 以上，當補充 CO_2 至 1,200 μL L^{-1} 時花梗分叉數量顯著增加，但補充 CO_2 則使花朵較小 (Cho *et al*. 2019, 2020)。從營養生長至開花期間 (共約 30 mo) 於夜間補充至 1,000 μL L^{-1} CO_2，使蝴蝶蘭 'Yukimai' 花梗數、開花數及花梗鮮重分別增加 29%、42% 及 58%，花梗可溶性醣類與蘋果酸等有機酸濃度提高，切花壽命從 62 d 增加至 80 d (Endo & Ikushima 1997)。

然而在部分研究中，CO_2 補充濃度在 800 μL L^{-1} 以上時對蝴蝶蘭生育造成負面影響。夜間施予蝴蝶蘭 Queen Bear 'Mentefon' 800 μL L^{-1} 之 CO_2，雖然促進其淨光合作用速率與新葉發育，使葉片較多，但沒有增加生物量，甚至當濃度補充至 1,600 μL L^{-1} 時，地上部鮮重與乾重反而減少 (Yun *et al*. 2018)。蝴蝶蘭 'Fuller's Pink Swallow' 從催花前營養生長時期到花梗發育期間，連續於夜間補充 CO_2 至 800 μL L^{-1}，造成開花延遲、花梗鮮重減少，甚至補充至 1,600 μL L^{-1} 時加劇花苞萎凋 (withering) 掉落，此結果可能是因為葉芽積貯強度過高，競爭花芽發育亦或栽培管理不當所致 (Kim *et al*. 2017)。

CO_2 添加效益之限制因子

長時間提高 CO_2 濃度處理對植物光合作用促進的程度不一定能維持等量的效益，這部

表 2. 二氧化碳濃度對蝴蝶蘭生長與開花之影響相關試驗結果整理。

Table 2. Summary of experimental results on the effects of elevated carbon dioxide (CO_2) concentrations on the growth and flowering of *Phalaenopsis*.

Test variety (*Phalaenopsis*)	CO_2 elevated concentration (μL L^{-1})	CO_2 enrichment period	CO_2 enrichment time	Experimental condition	Result	Reference
'Yukimai'	438 (CK), 700, 1,000	From V stage to flowering	Sunset to sunrise	Greenhouse; 20–30℃, 5,000–7,000 lux	Under 700 and 1,000 μL L^{-1} CO_2, the increase of spike number was 11% and 29%, the flower numbers were 10% and 42%, the spike fresh weight was 13% and 58%, and the vase life of cut flower increased from 62 d to 66 and 80 d, respectively.	Endo & Ikushima 1997
White Dream × *P.* Yukimai Dream	640 (CK), 1,000–3,000	R stage, 4 wk after the starting of flower induction	Not specified	Growth chamber; 20℃, 135 μmol m^{-2} s^{-1} photosynthetic photon flux density (PPFD)	A significant increase in leaf sucrose accumulation after 2–3 wk of treatment, which reduced the days required for spike emergence from 43.3 to 33.4, but there were no differences in days to flowering, flower number, or flower size.	Kataoka *et al.* 2004
'Brussels', 'Pink Twilight', 'Sacramento', 'White Moon'	433 (CK), 1,000	V stage, 30 wk before flower induction	Whole day	Growth chamber; 28/28℃, 70% RH, 72–90 μmol m^{-2} s^{-1} PPFD × 12 h	Increased leaf area and root dry weight by 17%. There were no significant differences in leaf number, vegetative growth after flowering, flower bud number, spike number, or spike dry weight.	Kromwijk *et al.* 2014
	433–440 (CK), 1,000	R stage, 18 wk after the starting of flower induction	Whole day	Growth chamber; 20.0/18.5℃, 70% RH, 139 μmol m^{-2} s^{-1} PPFD × 12 h	Increased spike numbers by 9%, proportion of multi-spike plants increased from 66% to 81%.	
	433–440 (CK), 1,000	From V stage to flowering, 30 wk before and 18 wk after the starting of flower induction	Whole day	Growth chamber; 70% RH; 28/28℃ and 72–90 μmol m^{-2} s^{-1} PPFD × 12 h before flowering induction; 20/18.5℃ and 139 μmol m^{-2} s^{-1} PPFD × 12 h after flowering induction	The root dry weight increased by 20%, spike numbers increased by 11%, proportion of multi-spike plants increased from 66% to 80%, and spike dry weight increased by 26%.	
'Fuller's Pink Swallow'	450 (CK), 800, 1,600, 2,400	From V stage to flowering, 31 wk before flowering	Last 6 h of the dark period	Growth chamber, 50% RH; 29/29, 23/18, 25/20℃ and 120, 160, 160 μmol m^{-2} s^{-1} PPFD × 12 h in V stage, flowering induction, spike development periods, respectively	Root biomass increased; length of flower spike branch increased with higher [CO_2]. Days to flowering increased from 170 to 203 d, flower numbers decreased by 40% (3.6 fewer flowers), and spike weights decreased by more than 30% with 800 μL L^{-1} CO_2. When [CO_2] were above 1,600 μL L^{-1}, leaf numbers increased by approximately 2, the leaf became larger, flower bud numbers increased but dropped severely.	Kim *et al.* 2017

表 2. 二氧化碳濃度對蝴蝶蘭生長與開花之影響相關試驗結果整理。(續)

Table 2. Summary of experimental results on the effects of elevated carbon dioxide (CO_2) concentrations on the growth and flowering of *Phalaenopsis*. (continued)

Test variety (*Phalaenopsis*)	CO_2 elevated concentration (μL L^{-1})	CO_2 enrichment period	CO_2 enrichment time	Experimental condition	Result	Reference
Queen Bear 'Mentefon'	450 (CK), 800, 1,600	12–36 wk in V stage	Last 6 h of the dark period	Growth chamber; 29℃, 50% RH, 160 μmol m^{-2} s^{-1} PPFD × 12 h	Increased the rate of leaf development and leaf numbers, the fresh and dry weight did not increase after 36-wk treatment. When rising [CO_2] to 1,600 μL L^{-1}, the fresh and dry weight of shoot decreased.	Yun *et al*. 2018
Queen Bear 'Mentefon'	400 (CK), 800, 1,200	R stage, 16 wk after the starting of flower induction	00:00–06:00	Growth chamber, 23/18℃, 50–55% RH, 90 (low light) or 260 (high light) μmol m^{-2} s^{-1} PPFD × 12 h	The time to flowering reduced by approximately 40% under 800 and 1,200 μL L^{-1} CO_2. The number of spike branches increased at 1,200 μL L^{-1} CO_2.	Cho *et al*. 2019
'Neyshan Guniang'	400 (CK), 800	30 or 120 d in V stage	18:00–06:00	Greenhouse; 28/26℃, 85% RH, 50% shading	Increased starch, soluble sugar, and titratable acid contents per leaf area, soluble protein content decreased. In the 120 d treatment, plant dry weight, fresh weight, leaf area, leaf thickness, and root-shoot ratio increased.	Xu *et al*. 2019
Queen Bear 'Mentefon'	400 (CK), 800	R stage, 17 wk after the starting of flower induction	00:00–06:00	Greenhouse; 51%–76% RH; 24.5/20.5℃ in flowering induction periods, 25.1–27.7/20.8–24.0℃ in spike development periods; daily light integral (DLI) gradually increased from 4.6 to 10.1 mol m^{-2} d^{-1} through the treatment	The spike length and flower bud numbers increased, time to flowering was shortened, but flower diameter reduced.	Cho *et al*. 2020

分可能與馴化結果有關 (Moore *et al*. 2002)。在以 C_3 植物為主的研究中，部分植物長時間暴露在較高 CO_2 濃度時會減少氮元素投入光合作用系統，使在較低的 Rubisco 含量下，維持與大氣 CO_2 濃度下近似的淨光合作用速率 (Sage 1994; Moore *et al*. 2002; Wolfe *et al*. 2002)。蝴蝶蘭在長期 (夜間) 提高 CO_2 濃度下，也觀察到葉片單位面積可溶性蛋白質含量減少，Rubisco 與 PEPC 之酵素活性提升，不過淨光合作用速率仍有增加，增加的程度隨著暴露時間增長僅有些微降低；例如蝴蝶蘭 'Neyshan Guniang' 在 800 μL L^{-1} CO_2 下 30 d 後，phase-I 之淨光合作用速率提升 50%，而 120 d 後仍有提升 40% 以上 (Xu *et al*. 2019)，顯示長期補充 CO_2 對光合作用促進的程度可能會隨暴露時間增長而變小，但仍有顯著效益。其他會限制 CO_2 補充效益的因素，包含供源-積儲 (source-sink) 間失衡，光合作用能力提升但積儲的強度不足以利用過多的碳水化合物，對光合作用造成回饋抑制 (Bunce & Sicher 2003; Qian *et al*. 2012)；甚至栽培容器的空間限制根部生長，也會降低補充 CO_2 對光合作用的效益 (Arp 1991)。由此可知，提升光合作用不一定會完全反應在生長量的增加，必須要有其他生長條件相配合。

栽培管理之調整

氮肥補充

補充 CO_2 的效益要反應在生長量，需有適當的環境與充足的營養條件。部分植物在長時間提高 CO_2 下會減少葉片中的 Rubisco 含量，使其與大氣 CO_2 濃度下淨光合作用速率無顯著差異 (Sage 1994; Moore *et al*. 2002)。長期提高 CO_2 濃度降低蝴蝶蘭葉片可溶性蛋白質含量，而增加氮肥施用可減少此降低程度。雖然增加氮肥施用沒有改變補充 CO_2 濃度後淨光合作用速率的提升幅度，但能使葉片厚度與植株鮮重、乾重增加，顯示在補充 CO_2 的情況下，提供充足的氮肥有助於實現更高的植株生長量 (Xu *et al*. 2019)。

CO_2 補充時機

提高 CO_2 濃度能促進光合作用速率，但促進效果會因為過多碳水化合物造成回饋抑制而降低。回饋抑制容易發生於積儲強度較弱時，例如較少的果實數量 (Qian *et al*. 2012) 或營養器官膨大之前。此外，環境也會造成影響，例如甘藍在晴天時累積較多光合產物，隔日則容易發生回饋抑制 (Bunce & Sicher 2003)，因此在栽培策略上應考量植株不同發育階段所需之光合產物量。蝴蝶蘭生產常以 20℃進行催花，利用涼溫促進其花芽分化，在此營養生長轉換為生殖生長的過程中，可觀察到葉片中可溶性醣類累積 (Kataoka *et al*. 2004)，此時可能為補充 CO_2 更有效益的發育階段。低溫下提高 CO_2 濃度，促進蝴蝶蘭光合作用的結果將更顯著。在 25℃與 1,200 μL L^{-1} CO_2 條件下，蝴蝶蘭 White Dream 'MM74' phase-I 淨光合作用速率介於 7–8 μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}，而溫度降低至 20℃時為 17–18 μmol CO_2 m^{-2} s^{-1} (Ichihashi *et al*. 2008)。在 20℃催花時施予 *P*. White Dream × *P*. Yukimai Dream 1,000 μL L^{-1} 以上之 CO_2，2–3 wk 後葉片中蔗糖之累積量顯著增加，而葉片中可溶性醣類含量越高則花芽創始 (initiation) 越快，抽梗所需日數從 43.3 d 減少為 33.4 d，但未影響到花日數 (Kataoka *et al*. 2004)。

結語

本文綜合討論提高環境 CO_2 濃度對蝴蝶蘭光合作用與生長發育之影響，適當栽培條件下提高 CO_2 濃度能促進蝴蝶蘭光合作用速率、植株生長量及開花品質，補充 CO_2 時也須注意氮肥等礦物營養供應是否充足，以及高濃度 CO_2 可能造成之傷害。溫度、光照及礦物營養均會影響 CO_2 的補充效益，補充效果也可能因品種而異。而現今的栽培與環控條件不同以往，類似的試驗可能得到不同結果，未來宜進一步研究探討 CO_2 補充相關議題，並針對不同環境條件與發育階段精準管理，以提升蝴蝶蘭的生產效率。

引用文獻

Arp, W. J. 1991. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO_2. Plant Cell Environ. 14:869–875. doi:10.1111/j.1365-3040.1991.tb01450.x

Bowes, G. 1991. Growth at elevated CO_2: Photosynthetic responses mediated through rubisco. Plant Cell Environ. 14:795–806. doi:10.1111/j.1365-3040.1991.tb01443.x

Brodribb, T. J., S. A. M. McAdam, G. J. Jordan, and T. S. Feild. 2009. Evolution of stomatal responsiveness to CO_2 and optimization of water-use efficiency among land plants. New Phytol. 183:839–847. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02844.x

Bunce, J. A. and R. C. Sicher. 2003. Daily irradiance and feedback inhibition of photosynthesis at elevated carbon dioxide concentration in *Brassica Oleracea*. Photosynthetica 41:481–488. doi:10.1023/B:PHOT.0000027511.44995.66

Ceusters, J., A. M. Borland, E. Londers, V. Verdoodt, C. Godts, and M. P. De Proft. 2008. Diel shifts in carboxylation pathway and metabolite dynamics in the CAM *Bromeliad Aechmea* ‘Maya’ in response to elevated CO_2. Ann. Bot. 102:389–397. doi:10.1093/aob/mcn105

Cho, A. R., S. W. Chung, and Y. J. Kim. 2020. Flowering responses under elevated CO_2 and graded nutrient supply in *Phalaenopsis* Queen Beer ‘Mantefon’. Sci. Hortic. 273:109602. doi:10.1016/j.scienta.2020.109602

Cho, A. R., S. J. Song, S. W. Chung, and Y. J. Kim. 2019. CO_2 enrichment with higher light level improves flowering quality of *Phalaenopsis* Queen Beer ‘Mantefon’. Sci. Hortic. 247:356–361. doi:10.1016/j.scienta.2018.12.030

Dehigaspitiya, P., P. Milham, G. J. Ash, K. Arun-Chinnappa, D. Gamage, A. Martin, ... S. Seneweera. 2019. Exploring natural variation of photosynthesis in a site-specific manner: Evolution, progress, and prospects. Planta 250:1033–1050. doi:10.1007/s00425-019-03223-1

Endo, M. and I. Ikushima. 1997. Effects of CO_2 enrichment on yields and preservability of cut flowers in *Phalaenopsis*. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 66:169–174. doi:10.2503/jjshs.66.169

Guo, W. J. and N. Lee. 2006. Effect of leaf and plant age, and day/night temperature on net CO_2 uptake in *Phalaenopsis amabilis* var. Formosa. J. Amer. Soc. Hortic. Sci. 131:320–326. doi:10.21273/JASHS.131.3.320

Hogewoning, S. W., S. A. J. Van Den Boogaart, E. Van tongerlo, and G. Trouwborst. 2021. CAM-physiology and carbon gain of the orchid *Phalaenopsis* in response to light intensity, light integral and CO_2. Plant Cell Environ. 44:762–774. doi:10.1111/pce.13960

Hung, T. C. 2012. Meta analysis of photosynthetic pathway in *Phalaenopsis* aphrodite combining physiological approach and gene expression profiling studies. Master Thesis. Department of Horticulture and Landscape Architecture, National Taiwan University. Taipei, Taiwan. 157 pp. (in Chinese with English abstract)

Ichihashi, S., T. Higuchi, H. Shibayama, Y. Tesima, Y. Nishiwaki, and K. Ota. 2008. Aspects of CO_2 uptake in the crassulacean acid metabolism orchid *Phalaenopsis*. Acta Hortic. 766:245–256. doi:10.17660/ActaHortic.2008.766.33

Kataoka, K., K. Sumitomo, T. Fudano, and K. Kawase. 2004. Changes in sugar content of *Phalaenopsis* leaves before floral transition. Sci. Hortic. 102:121–132. doi:10.1016/j.scienta.2003.12.006

Kawamitsu, Y., M. Naka, H. Nakayama, and F. Sekizuka. 1995. Effects of elevated CO_2 on crassulacean acid metabolism in *Phalaenopsis*. Bull. Dept. Agric. Ryukyu Univ. 42:23–32.

Kim, H. J., A. R. Cho, K. S. Park, and Y. J. Kim. 2017. Effect of CO_2 enrichment on growth and flowering of *Phalaenopsis*. Hort. J. 86:389–394. doi:10.2503/hortj.OKD-027

Kromwijk, J. A. M., E. Meinen, and T. A. Dueck. 2014. The effect of elevated CO_2 on the vegetative and generative growth of *Phalaenopsis*. Acta Hortic. 1025:155–161. doi:10.17660/ActaHortic.2014.1025.23

Lootens, P. and J. Heursel. 1998. Irradiance, temperature, and carbon dioxide enrichment affect photosynthesis in *Phalaenopsis* hybrids. HortScience 33:1183–1185. doi:10.21273/HORTSCI.33.7.1183

Makino, A. and T. Mae. 1999. Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO_2. Plant Cell Physiol. 40:999–1006. doi: org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029493.

Males, J. and H. Griffiths. 2017. Stomatal biology of CAM plants. Plant Physiol. 174:550–560. doi:10.1104/pp.17.00114

Moore, B. D, S. H. Cheng, D. Sims, and J. R. Seemann. 2002. The biochemical and molecular basis for acclimation to elevated CO_2. Plant Cell Environ. 22:567–582. doi:10.1046/j.1365-3040.1999.00432.x

Nobel, P. S. and T. L. Hartsock. 1986. Short-term and long-term responses of crassulacean acid metabolism plants to elevated CO_2. Plant Physiol. 82:604–

606. doi:10.1104/pp.82.2.604

Osmond, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. Annu. Rev. Plant Biol. 29:379–414. doi:10.1146/annurev.pp.29.060178.002115

Qian, T., J. A. Dieleman, A. Elings, and L. F. M. Marcelis. 2012. Leaf photosynthetic and morphological responses to elevated CO_2 concentration and altered fruit number in the semi-closed greenhouse. Sci. Hortic. 145:1–9. doi:10.1016/j.scienta.2012.07.015

Roberts, A., A. M. Borland, and H. Griffiths. 1997. Discrimination processes and shifts in carboxylation during the phases of crassulacean acid metabolism. Plant Physiol. 113:1283–1292. doi:10.1104/pp.113.4.1283

Sage, R. F. 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO_2: The gas exchange perspective. Photosynth. Res. 39:351–368. doi:10.1007/BF00014591

Winter, K. and B. Engelbrecht. 1994. Short-term CO_2 responses of light and dark CO_2 fixation in the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoë pinnata*. J. Plant Physiol. 144:462–467. doi:10.1016/S0176-1617(11)82123-1

Wolfe, D., R. Gifford, D. Hilbert, and Y. Luo. 2002. Integration of photosynthetic acclimation to CO_2 at the whole-plant level. Glob. Change Biol. 4:879–893. doi:10.1046/j.1365-2486.1998.00183.x

Xu, S. P., X. Y. Yuan, Y. Zhang, and Q. S. Ye. 2019. Effect of elevated CO_2 combined with two nitrogen levels on photosynthesis, growth and leaf structure in CAM orchid *Phalaenopsis*. Intl. J. Agric. Biol. 22:882–890.

Yun, D. L., H. J. Kim, and Y. J. Kim. 2018. CO_2 enrichment increased leaf initiation and photosynthesis in Doritaenopsis Queen Beer ‘Mantefon’ orchids. Hortic. Environ. Biotechnol. 59:159–165. doi:10.1007/s13580-018-0025-z

Effects of Carbon Dioxide Enrichment on Photosynthesis, Growth, and Flowering of *Phalaenopsis*

Ming-Hsuan Tsai[1,*] and Wei-Ling Chen[2]

Abstract

Tsai, M. H. and W. L. Chen. 2025. Effects of carbon dioxide enrichment on photosynthesis, growth, and flowering of *Phalaenopsis*. J. Taiwan Agric. Res. 74(2):129–140.

The production of *Phalaenopsis* is equipment- and energy-intensive. To improve production and energy efficiency, carbon dioxide (CO_2) enrichment is worthy of evaluation and investment. This article reviews relevant research on the application of CO_2 enrichment in *Phalaenopsis* cultivation. The *Phalaenopsis* growth rates or biomass can be promoted during the vegetative stage by increasing CO_2 concentrations to 700–800 μL L^{-1}, while insufficient nitrogen fertilizer may limit the benefits. Enrich CO_2 to 1,000 μL L^{-1} during the reproductive stage could shorten the days to spike emergence and enhance the numbers of flower spikes and buds, spike weight, and vase life. However, some studies reported that the concentration of CO_2 went up to 1,600 μL L^{-1} may lead to decreases in shoot fresh and dry weights or flower bud drop.

Key words: Carbon dioxide enrichment, Crassulacean acid metabolism, Growth stage, Greenhouse.

Received: December 5, 2024; Accepted: February 11, 2025.

* Corresponding author, e-mail: krill1318@gmail.com

1 Assistant Research Fellow, Department of Industrial Application, Floriculture Experiment Branch, Taiwan Agricultural Research Institute, Yunlin County, Taiwan, ROC.

2 Associate Research Fellow and Division Director, Department of Industrial Application, Floriculture Experiment Branch, Taiwan Agricultural Research Institute, Yunlin County, Taiwan, ROC.